

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 11 日現在

機関番号：32665

研究種目：基盤研究(S)

研究期間：2009～2013

課題番号：21228005

研究課題名(和文)最新の生理生態情報に基づくウナギ大量種苗生産技術の実現

研究課題名(英文)Development of mass production techniques of glass eels for aquaculture based on recent advancements in eel ecology, physiology and behavior

研究代表者

塚本 勝巳(TSUKAMOTO, Katsumi)

日本大学・生物資源科学部・教授

研究者番号：10090474

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 159,800,000円、(間接経費) 47,940,000円

研究成果の概要(和文)：天然の生理生態情報を基に親魚の催熟・採卵技術と仔魚の飼育法を改善した。卵巣遺伝子の網羅的解析の結果、天然魚ではアンドロゲン受容体タイプA(ara)とアクアポリン-0および-3パラログ遺伝子が大量に発現していることを見出し、良質卵産生のための重要な指標を得た。仔魚の浸透圧調節能と栄養吸収機構の発達を調べたところ、イオン輸送体のNKCC2bとNCCbはふ化後2-3日目に消化管に発現し、水飲みの亢進と同期すること、ペプチド輸送体PEPT1は腸管上皮細胞の頂端部に局在することが分かり、飼育プロトコルが改善された。天然仔魚の体成分アミノ酸窒素同位対比分析から餌はマリンスノーと判明し、新規飼料を開発した。

研究成果の概要(英文)：Based on ecophysiological and environmental information on the wild eels, the methods of artificial maturation of the freshwater eel and the rearing techniques of larvae were improved. Transcriptome analysis revealed that mRNA expressions of ara, aqp0, aqp3-like genes were significantly higher in naturally maturing eels than artificially matured ones, which can be used as markers for obtaining high quality eggs in artificially matured eels. According to the analyses for osmotic and nutritional homeostasis in eel larvae, ingested seawater and intestinal NKCC2b/NCCb expressions were observed after 2 days post-hatching, and PEPT1 was localized on the apical region of intestinal epithelial cells after 5 days post-hatching. These results contribute to further improvement of rearing conditions for eel larvae. A new type of larval diet has been developed based on the marine snow that was found to be food for wild larvae by the stable isotopic analysis of amino acid nitrogen of larval body.

研究分野：農学

科研費の分科・細目：水産学・水産学一般

キーワード：ウナギ 人工種苗生産 催熟 レプトセファルス 飼育技術 産卵行動

1. 研究開始当初の背景

ウナギは我が国で年間 10 万トン以上消費される水産重要種であるが、1970 年以降、資源は盛時の約 10%にまで落ち込んだ。ヨーロッパウナギとアメリカウナギはさらに 1%にまで激減し、レッドデータブックに記載された。ニホンウナギもやがては絶滅の危機に瀕する可能性がある。養鰻用種苗のシラスウナギ(以下、シラス)不足を補う目的で、1960年代よりニホンウナギの人工種苗生産技術の研究が始まった。親魚の催熟と仔魚の孵化の成功を経て、2003 年には、ついに世界初のシラス生産にまで漕ぎつけた。しかしこれはまだ実験的段階で、実用に耐える大量生産技術の完成には至っていない。それは「卵質」と「仔魚飼育」の 2 大問題が依然として解決されていないためである。

約 2 ヶ月にわたって 10 回ものホルモン注射を繰り返した結果得られるウナギ卵の卵質は、古くから懸念されてきた。現在でも卵期に多発する異常卵割と孵化仔魚の 50%を越える奇形率や染色体異常は、親魚の成熟過程に遡り、抜本的に卵質を見直す必要があることを示している。また、サメ卵黄を初期餌料として用いる現行の仔魚飼育法では、卵からシラスに変態するまでの生残率が 0.03% (いらご研究所) と、タイやヒラメなど一般の魚の種苗生産に比べておよそ 3 桁低い。また卵からシラス変態まで天然では約半年のところ、人工種苗生産では 1 年以上もかかる。この間、1 日 5 回の水槽清掃と給餌作業を休みなく続けねばならないので、その試算価格はシラス 1 尾が 100 万円にもなる。これを 4 桁下げなければ実用化は望めない。ウナギは水産養殖技術の目覚ましい進歩の中で、取り残された最後の魚種といえる。

2. 研究の目的

ウナギ大量種苗生産技術の実現のため、ウナギ産卵場調査で天然の生態情報を収集するとともに、以下の技術開発研究を行う。

- (1) 天然魚の生理生態情報に基づき、ホルモン不使用の自然催熟技術を開発する。
- (2) 天然の産卵環境条件と室内行動実験から、高卵質の自然採卵技術を確立する。
- (3) 天然の初期餌料の探索結果に基づき、仔魚飼育に効果的な餌料を開発する。
- (4) 仔魚の大量生産を可能にする新しい飼育装置の開発と飼育方法の改良を行う。

3. 研究の方法

一連のウナギ人工種苗生産技術を、親魚の成熟過程と産卵過程、および仔魚の発育過程の 3 期に分けて研究した。

(1) 成熟過程の改良

① 卵巣遺伝子発現の解析：卵質の改善に焦点を当て、卵巣に発現する因子の挙動を人工魚と天然魚(産卵場で捕獲される♀親魚と卵、および沿岸・沖合を産卵回遊中の親ウナギ)の間で比較して、良質卵形成に必要な因

子を特定する。これによりウナギの正常な性成熟過程の全貌を明らかにする。

人工催熟魚と天然性成熟魚の様々な発達段階にある卵巣で発現している遺伝子群(mRNA)を次世代シーケンサー(HiSeq2000)を用いて網羅的に解析する。天然魚の正常な卵巣発達の遺伝子発現プロファイルを解明した上で、人工魚の異常を探り、良質卵を得るための鍵遺伝子を同定する。

特に、卵質決定に重要な役割を果たす卵成熟関連因子の解析に焦点を当てて解析する。これを指標に、非ホルモン自然催熟に必要な環境要因(水温、光周期)を回遊シミュレータ(環境制御可能な大型回遊水槽)を用いて探索する。

② 回遊行動の観察：データロガー内臓のポップアップタグを用いて、親魚の産卵回遊水深を知る。得た生態データを回遊シミュレータの環境条件に適用する。

③ 非ホルモン催熟法の検討：三河湾で採れた銀ウナギとメス化ウナギを回遊シミュレータに入れ、水温、光周期、流速を変化させて外因性ホルモンに頼らない自然催熟法を開発する。数ヶ月の実験期間中、定期的に卵巣片をバイオプシーで採取し、卵成熟の指標遺伝子の発現状態を見る。これにより与えた環境因子を評価する。

(2) 産卵過程の改良

① 天然生態情報の取得：学術研究船白鳳丸を用いてマリアナ沖でウナギ産卵場調査を行い、ウナギの産卵生態の解明を図る。その過程で得られる天然生態情報を種苗生産研究に活用する。

② 回遊履歴の推定：産卵回遊中の銀ウナギの耳石について、Sr/Ca 比を X 線マイクロプローブ(EPMA)で解析し、回遊履歴を明らかにする。これらの情報は銀ウナギの飼育と回遊シミュレータの環境条件の決定の際に利用される。

③ 飼育下の産卵行動の観察：現行の排卵促進ホルモンを注射して人工採卵する従来の方法を用いず、雌雄の親魚を同一水槽に入れて自発的に放卵放精させて受精卵を得る方法を確立する。この自然産卵技術を高め、良質の卵を大量に得るために、大型水槽中で暗視野ビデオシステムにより産卵行動を観察する。

(3) 発育過程の改良

① 発育過程観察：仔魚の体表に存在する塩類細胞を免疫組織化学的手法で可視化し、その個体発生過程を記述する。仔魚のホルマウント試料を塩類細胞に特異的なナトリウムポンプに対する抗体を用いて検出し、仔魚の成長に伴う浸透圧調節の発達過程と調節メカニズムを解明する。検出された塩類細胞が実際のイオン輸送に関与していることを実証するため、塩類細胞におけるイオン輸送の可視化を行う。さらにイオン調節とと

もに浸透圧調節に重要な水の調節を飲水行動に着目して調べ、成魚で見られる浸透圧調節機構がどの発達段階から機能し始めるか解明する。

また、初期仔魚期における栄養吸収機構について、輸送体の探索によりその機能の詳細を明らかにする。さらに、当該輸送体分子を指標とした発達段階における機能性獲得時期の検討を行う。

② 初期餌料探索：天然仔魚のアミノ酸同位対比分析を行い、栄養段階を詳細に調べるとともに、消化管内容を走査型電子顕微鏡で精査する。孵化仔魚が浮上して集積すると考えられる密度躍層の採水を行い、アミノ酸組成、栄養塩、プランクトン相を明らかにする。これらの情報を初期餌料開発に応用する。

③ 初期餌料開発：人工仔魚を超小型チャンバーに収容して様々な餌料を与え、ビデオ撮影して、嚥下動作を解析する。このシステムを用いて、餌の種類と物性・形状に対する仔魚の嗜好性を検討する。

④ 飼育システム開発：これまでに得られた仔魚の生理生態情報を基に、大量種苗生産を可能にする仔魚飼育システムを考案する。また餌の種類とその物性の選定を行い、水槽デザインと給餌プロトコルを検討する。

4. 研究成果

(1) 成熟過程の改良

① 卵巣遺伝子発現の解析：2009~2013年の水産庁によるニホンウナギ産卵場におけるトロール調査の結果、排卵卵を腹腔内にもつ1尾を含む、産卵直後のニホンウナギ雌魚計8尾が捕獲された。同時に、産卵直後および卵黄形成後期のオオウナギが得られた。特にオオウナギでは、ウナギ属で初めて一連の性成熟過程を含む天然卵巣試料が得られ、自然性成熟過程の貴重なモデルとして解析することができた。これと比較するため、ニホンウナギ人工魚について、同様の性成熟段階にある卵巣の網羅的 RNA シーケンス解析を行った。天然オオウナギからは合計 2.3 億リード、人工ニホンウナギからは合計 4.4 億リードを得て、遺伝子発現量の解析を行った。

計 43 の卵形成関連遺伝子を同定し、これら遺伝子の天然魚と人工魚における発現量を比較した(図1)。その結果、アンドロゲン受容体タイプ A (ara)、アクアポリン-0 と-3 パラログ遺伝子が天然魚で大量に発現していることが解った。アンドロゲン受容体とアクアポリン関連因子の発現が人工魚で極めて低いことは、卵母細胞への油球蓄積と卵成熟期の吸水過程に問題があることを示唆している。また、天然魚では黄体形成ホルモン受容体 (lhr) 遺伝子が卵黄形成後期にのみ著しく高まっていた。これらのことは、人工魚の卵成熟誘導の前にバイオプシーによってそれら発現量を調べることで産卵誘導可能個体であるか、さらには良質卵作出個体であるか否かを推定できることを示している。今

後、人工催熟魚における実験的例証を増やす必要があるものの、これによって効率的良質卵産生技術の開発につながる手がかりの一端を得ることができたと考える。

次に、卵成熟関連因子の解析では、これまで全生物で未同定であった 20β HSD 遺伝子(最終成熟誘起ステロイド(ウナギでは DHP)を直接産生する酵素)の同定に成功し、DHP 産生制御機構を明らかにした。即ち卵成熟時には、C17-20 側鎖切断酵素発現がほぼ消失することで DHP の前駆体ステロイドである 17α OHP が初めて産生され、それが恒常的に発現している 20β HSD 酵素によって DHP に転換され、その結果卵成熟が誘起されることが明らかになった。これらの変化は、天然オオウナギにおいても同様の発現変動を示しており、ウナギ属の自然な卵成熟誘起制御機構であると考えられた。他のステロイド合成関連遺伝子の発現変化にも違いは見られず、人工魚で見られるステロイド産生能の変化は正常な過程と考えられた。

この他、天然未受精卵および人工の良質卵と悪質卵の母性 RNA 組成、および天然胚と人工胚の網羅的 RNA シーケンスを終え、良質卵と不良卵の間でそれぞれ 2 種、有意に発現量の高い RNA を同定した。現在、天然サンプルとの比較を通じて、正常初期発生に必要な母性 RNA 組成の解明を急いでいる。

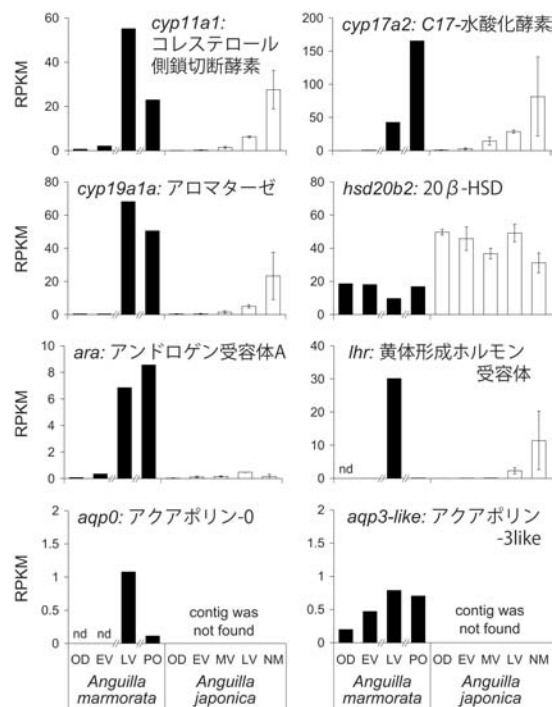


図1. 天然性成熟オオウナギ (*A.marmorata*) と人工催熟ニホンウナギ (*A.japonica*) の卵巣における mRNA 発現変化 (抜粋)。OD: 前卵黄形成期、EV: 卵黄形成初期、MV: 卵黄形成中期、LV: 卵黄形成後期、NM: 核移動期、PO: 排卵後。RPKM: シーケンスリードのカウント数による mRNA 量の推定値。

② 回遊行動の観察：回遊を始めた銀ウナギに3年間で計36基のポップアップタグを付けて種子島沖、利根川沖、遠州灘に放流した。計24基が黒潮中またはその東方海上に浮上し、ニホンウナギの産卵回遊経路が始めて明らかになった。これらの個体は昼間水深600~800m、夜間は200m前後の間で明瞭な日周鉛直移動を示し、その結果、自然催熟においては5°Cと15°C幅の日周変動水温が有効であることが示唆された(図2)。

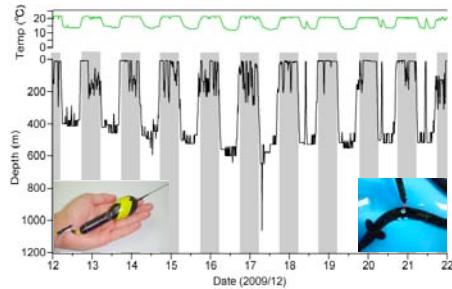


図2. ポップアップタグによって得られた、産卵回遊中のニホンウナギの経験水温と遊泳水深

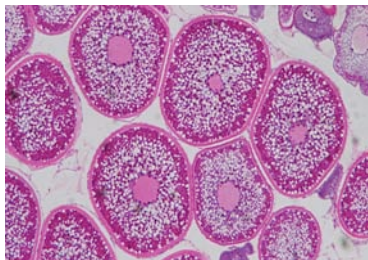


図3. 5-15°Cの日周変動水温を与え、3ヶ月間飼育した天然銀ウナギの卵巣。卵径420ミクロン、生殖腺指数8.5。

③ 非ホルモン催熟法の検討：回遊シミュレータにおいて5~15°Cの日周変動水温を与えて、3ヶ月間天然銀ウナギ113尾を飼育したところ、卵径300ミクロン、生殖腺指数4を越える個体が3尾出現した。また一例ではあるが、GSI 8.5まで成熟した例も出現した。これはウナギをホルモン注射なしに催熟させることができた世界初の事例となった(図3)。また、雌化ウナギを長日区(14.5L9.5D)、短日区(10L14D)、自然日長区に分け、6~9ヶ月飼育したところ、長日区のウナギの生殖腺指数と卵径は自然日長区のものより有意に大きくなったが、短日区では逆に小さくなった。これは日長がウナギの成熟に及ぼす影響を示した世界初の事例であり、日長の人為制御で自然催熟技術を確認できる可能性を示す重要な手がかりを得た。

(2) 産卵過程の改良

① 天然生態情報の取得：2009、2011、2012年の白鳳丸航海で世界初、計593個の天然ウナギ卵の採集に成功した(図4)。卵と孵化仔魚が水深150~160mに集中分布していたことから、人工種苗生産における卵管理と仔魚

飼育の水温は25°C前後が最適とわかった。これより親魚の産卵水深をおよそ水深200mと推定できた(図5)。



図4. 白鳳丸航海で採集された天然ウナギ卵(上)と孵化仔魚(下)

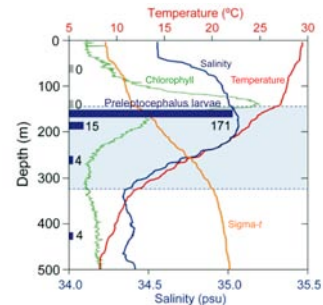


図5. プレレプトの採集水深と物理環境

② 回遊履歴の推定：産卵場から得た親魚計12個体の耳石ストロンチウム分析から各個体の成長期の生息域を推定したところ、海ウナギが6尾、河口ウナギ5尾に対し、もっぱら淡水域で過ごした川ウナギは僅か1尾(8%)と少なかった(図6)。

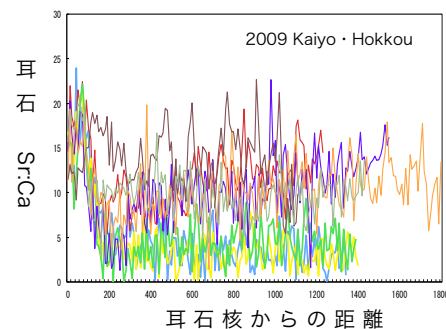


図6. ニホンウナギ産卵親魚の耳石 Sr:Ca 比

③ 飼育下の産卵行動の観察：人工催熟した親魚を用いて活動度と水温の関係をみたところ、産卵行動時の活性が最も高かった水温は22°Cであることがわかった。これは卵と孵化仔魚の集積する温度躍層最上部よりやや深層の温度に当たる。雌1尾、雄3尾を収容した回遊シミュレータの中で、雄が雌の鼻先や排泄孔付近で急速に回転する特異な行動がみられた。これ排精行動と考えられた。最終成熟誘導の際に使用されているステロイドDHPを用いない自然排卵法を開発するため(脱ホルモン技術)、直前に3°C昇温処理して誘発産卵を10例で試みた。1例で31万粒の受精卵を得、3例で少量産卵、1例で排卵を見た。今後昇温幅の検討、雌雄親魚の組合せを行い、成功率の上昇を図る。

(3) 発育過程の改良

① 発育過程観察：鰓や腎臓が未発達なレプトセファルス幼生期における浸透圧調節

機構を明らかにするため、様々な発育段階の仔魚で体液浸透圧を測定したところ、体液浸透圧は外環境である海水の浸透圧の半分以下の 350~500 mOsm に保たれていた。このことからレプトセファルス期にも既に浸透圧調節能が備わっていることが示された。レプトセファルス期にはその体内に特異的に蓄積したグリコサミノグリカン (GAG) の間隙水の浸透圧を調節することで、浮力調節しているものと推察された。

鰓の未発達なレプトセファルス幼生にはイオン輸送能を持つと考えられる細胞が体表に広く分布しているが、この体表の細胞が実際に各種イオンを排出する証拠は得られていない。そこで Na⁺ と結合すると蛍光を発する Sodium Green を用いて調べたところ、レプトセファルス体表の細胞が Na⁺ を排出することが明らかとなった。さらに、Ag⁺ を用いた Cl⁻ の検出により、このイオン輸送細胞が Cl⁻ も排出することが示された。

次に、飼育水に蛍光物質を溶かすことで仔魚の水飲みを調べたところ、ふ化後 2 日目以降に消化管内に取込まれた環境水が観察された (図 7)。また蛍光物質が生体膜を透過しない性質を利用し、消化管内の部位毎の蛍光強度の変化を測定することで水吸収量を推定したところ、直腸に達するまでに飲み込まれた海中のおよそ 70% の水が吸収されることが明らかとなった。さらに成魚のニホンウナギで明らかにした海水からの水取込に重要な役割を果たすイオン輸送体である NKCC2b および NCCb について検討を行った。これらの輸送体は消化管に発現するが、その発現はふ化後 2-3 日目に上昇し、水飲みの亢進と同期することが示された。さらに環境浸透圧の減少に伴い、その発現も低下することも明らかとなった。レプトセファルス幼生における浸透圧調節メカニズムとその機能性獲得過程が明らかになり、効率的な飼育環境条件の fine tuning を行う上で重要な情報が得られた。

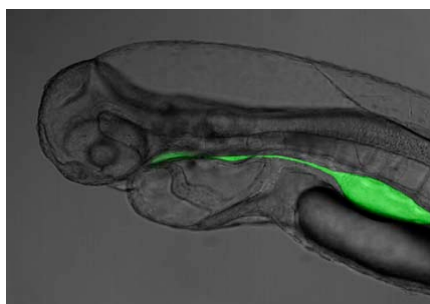


図 7. 2 日齢の孵化仔魚の水飲み。飲み込まれた海水が緑色の蛍光を発している。

レプトセファルス幼生期の栄養吸収機構の機能発達過程をペプチド輸送体 PEPT1 に着目して検討した。その結果当該輸送体はレ

プトセファルス期において腸管上皮細胞の頂端部に特異的に局在することが明らかとなり、仔魚の消化管内容物からのペプチド吸収を担うことが示された (図 8)。PEPT1 の遺伝子発現はふ化後 5 日目から上昇し、消化酵素 trypsinogen 遺伝子の発現パターンと同期した。さらに絶食による体内栄養状態の悪化にตอบสนองして PEPT1 および trypsinogen 遺伝子発現の一過的亢進も観察され、給餌スケジュールや仔魚の栄養状態を検討する上で重要なパラメータを見出した。

加えて摂餌に重要な味覚・嗅覚関連遺伝子群についても同定に成功し、仔魚期における各遺伝子の発現開始日齢について検討することで、仔魚の餌料嗜好性を司る分子機構の成立過程を推定した。これらの結果は今後の飼料開発の進展に資することが期待される。

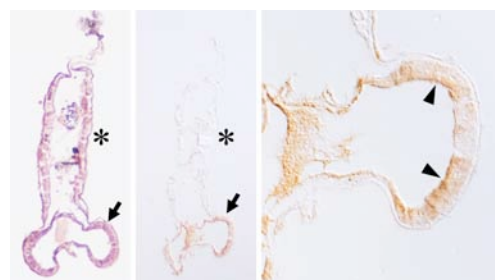


図 8. レプトセファルス幼生断面における PEPT1 の局在。一般染色(左)と PEPT1 免疫染色(中:全体像、右:拡大)。*: 体側筋部、矢印: 腸管部、矢尻: 腸管上皮細胞頂端部

② 初期餌料探索: 天然仔魚の体成分アミノ酸の窒素同位対比分析から、仔魚の栄養段階は 2.3 と推定された。これは仔魚が主に植物プランクトン、副として動物プランクトンを摂餌していることを示す。孵化仔魚の分布がクロロフィル max の直下であることを考え合わせると、天然仔魚の主要な餌はマリンスノーと考えられた。これは消化管内容物が主にアモルファスな物質であることも一致する。

③ 初期餌料開発: 従来のサメ卵主体の餌にペプチドを強化したところ、目覚ましい成長改善が得られた。また、キチンオリゴ糖の添加も著しい成長を示し、グルコース、マルトースも効果を示した。

超小型チャンバーに入れた仔魚に給餌してビデオ撮影し、嚥下動作を解析したところ、一定程度以上の粘度の餌で初めて嚥下行動が解発されることがわかった。現在、粘度を調整した餌で仔魚の長期飼育を行い、1 尾変態まで飼育することに成功した。

④ 飼育システム開発: 仔魚飼育用に改良されたクライゼル型水槽を用いて省力化テストを実施したところ、従来の飼育装置の約 10 倍の効率を得られた。また一腹の受精卵を用いて大量生産トライアルを実施した結果、一年間に 467 尾の人工シラスウナギを生産す

ることに成功した。新たに考案したコンピュータ制御の自動給餌システムは効率の点で人力にやや劣るが、生産コストの大幅削減が期待できる。現在、飼育システムのさらなる改良と自動化・スケールアップを図っている。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者、連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 66 件)

- ① Aoyama J., Watanabe S., Otake T., Tsukamoto K. (他 3 名, 1 番目, 5 番目, 7 番目), Spawning sites of the Japanese eel in relation to oceanographic structure and the West Mariana ridge. PLOS ONE, 査読有, vol. 9, 2014, e88759, DOI:10.1371/journal.pone.0088759
- ② Lee K. M., Yamada Y., Okamura A., Tsukamoto K., Kaneko T. (他 2 名, 4 番目, 5 番目), Hyposmoregulatory ability and ion- and water-regulatory mechanisms during the leptocephalus stages of Japanese eel *Anguilla japonica*. Fisheries Science, 査読有, vol. 79, 2013, 77-86, DOI:10.1007/s12562-012-0576-3.
- ③ Sudo R., Ijiri S., Aoyama J., Tsukamoto K. (他 2 名, 3 番目, 5 番目, 6 番目), 11-ketotestosterone synchronously induces oocyte development and silvering related change in the Japanese eel, *Anguilla japonica*, Zoological Science, 査読有, vol. 29, 2012, 254-259, DOI: <http://dx.doi.org/10.2108/zsj.29.254>.
- ④ Tsukamoto K., Chow S., Otake T., Aoyama J., Ijiri S. (他 14 名 1 番目, 3 番目, 7 番目, 16 番目): Oceanic spawning ecology of freshwater eels in the western North Pacific. Nature Communications, 査読有, February 2011, DOI:10.1038/ncomms1174.
- ⑤ Teranishi K. and Kaneko T.: Spatial, cellular and intracellular localization of Na⁺/K⁺-ATPase in the sterically-disposed renal tubules of Japanese eel. Journal of Histochemistry & Cytochemistry, 査読有, vol. 58, 2010, 707-719, DOI:10.1369/2010.955492.
- ⑥ Abe T., Ijiri S., Adachi S. and Yamauchi K., Development of an in vitro culture system for producing eel larvae from immature ovarian follicles in Japanese eel *Anguilla japonica*, Fisheries Science, 査読有, vol. 76, 2010, 257-265, DOI: 10.1007/s12562-010-0216-8.

[学会発表] (計 98 件)

- ① 金子豊二, 機能と形態から探る魚類生理学. 平成26年度日本水産学会春季大会, 2014年3月29日, 北海道大学, 函館市.
- ② 青山 潤, ニホンウナギの産卵地点を決める条件. 平成25年度日本水産学会春季大会, 2013年3月27日, 東京海洋大学, 品川区.
- ③ Tsukamoto K., Solving the millennium mystery of freshwater eels. Why biology matters to conserve fisheries, culture and income. 6th World Fisheries Congress, Sustainable Fisheries in a Changing World, 9th May 2012, Edinburgh, Scotland.
- ④ Otake T., The growth areas of spawning Japanese eels estimated by otolith Sr isotope ratios. 6th World Fisheries Congress, 9th May 2012, Edinburgh, Scotland.
- ⑤ Ijiri S., Construction of EST database from ovaries of wild maturing eels. 9th International Symposium on Reproductive Physiology of Fish, 13rd August 2011, Cochin, India.

[図書] (計 18 件)

- ① 塚本勝巳, 飛鳥新社, 世界で一番詳しいウナギの話. 2012, 286pp.
- ② 黒木真理・塚本勝巳, 東海大学出版会, 旅するウナギ 1億年の時空をこえて. 2011, 278pp.

[産業財産権] なし

6. 研究組織

(1) 研究代表者

塚本 勝巳 (TSUKAMOTO, Katsumi)
日本大学・生物資源科学部・教授
研究者番号: 10090474

(2) 研究分担者

大竹 二雄 (OTAKE, Tsuguo)
東京大学・大気海洋研究所・教授
研究者番号: 20160525
金子 豊二 (KANEKO, Toyoji)
東京大学大学院・農学生命科学研究科
教授
研究者番号: 70221190
井尻 成保 (IJIRI, Shigeho)
北海道大学大学院・水産科学研究院
准教授
研究者番号: 90425421
青山 潤 (AOYAMA, Jun)
東京大学・大気海洋研究所・准教授
研究者番号: 30343099